

中国罗汉松属叶角质层微形态结构及其分类意义

孙同兴¹ 董运秋² 侯学良^{3*}

(1. 盐城师范学院海洋与生物工程学院, 盐城 224051; 2. 青岛绿地生态技术有限公司, 青岛 266002; 3. 厦门大学生命科学学院, 厦门 361102)

摘 要 利用扫描电镜对罗汉松属 8 种 2 变种植物叶角质层内外表面进行了细致观察。发现罗汉松属植物叶角质层结构具有许多相似特征: 表皮细胞较为规则, 长方形或多边形, 边缘波状弯曲; 气孔器排列成带状, 长轴均与叶脉一致, 气孔器具较为明显的气孔塞和伏罗林环, 气孔器保卫细胞极延伸明显, 通常具有 2~4 个副卫细胞、不具极副卫细胞。但罗汉松属叶角质层结构也具有明显的种间差异, 镰叶罗汉松和洛杉矶罗汉松同其它种类差异最大, 这两种植物叶两面均具气孔器, 角质层内表面垂周壁直, 角质层凸缘不明显; 贺氏罗汉松最为显著的特征是近轴面和远轴面表皮细胞的垂周壁角质层厚且凸缘均极其发达; 小叶罗汉松近轴面表皮细胞排列较为规则, 多数为方形, 长轴与叶脉垂直, 垂周壁之间的角质层突起较为显著, 延伸到皮下层; 兰屿罗汉松近轴面表皮细胞排列较不规则, 多边形, 细胞的角端比较钝, 没有棱角; 大理罗汉松气孔带间隔较小, 有时两条气孔带挤在一起, 使副卫细胞紧连, 近轴面表皮细胞较短, 方形或长方形, 垂周壁之间的角质层较不发达; 海南罗汉松角质层气孔带间隔较宽, 气孔器形状为阔椭圆形, 近轴面表皮细胞均为细长方形; 变种短叶罗汉松和狭叶罗汉松与罗汉松也具有明显差异, 短叶罗汉松近轴面表皮细胞排列不规则, 垂周壁深波状弯曲, 凸缘极为明显, 但原种罗汉松近轴面表皮细胞排列较为规则, 垂周壁浅波状弯曲, 凸缘不明显, 而狭叶罗汉松近轴面表皮细胞方形或长方形, 比罗汉松的表皮细胞短, 垂周壁直或略弯曲, 角质层极厚。这些角质层微形态特征差异可以作为罗汉松属内种类分类鉴定的依据。

关键词 罗汉松属; 角质层微形态; 分类意义

中图分类号: S791.46 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2019.02.002

Cuticle Micromorphology of *Podocarpus* from China and Its Taxonomic Significance

SUN Tong-Xing¹ DONG Yun-Qiu² HOU Xue-Liang^{3*}

(1. School of Marine and Biological Engineering, Yancheng Teachers University, Yancheng 224051; 2. Qingdao Greenbelt Ecology Technology Co., Ltd, Qingdao 266002; 3. School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361102)

Abstract We studied the cuticle micromorphology of leaves from 8 species and 2 varieties of *Podocarpus* with scanning electron microscopy. The leaf epidermal structures of *Podocarpus* revealed remarkable consistency. Epidermal cells are rectangular or irregular in shape, the outlines of epidermal cells are slightly undulating with prominent buttresses. The stomata are oriented parallel to the long axis of the leaf. Florine rings and stomatal plugs are usually present. The guard cells have prominent polar extension and stomata usually have two to four subsidiary cells, often with polar subsidiary cells lacking. However, there are more or less discrepancies in the arrangement of stomatal apparatus, the shape of epidermal cells within these species. In *P. falcatus* and *P. gracilior*, stomatal apparatus distributes on both surfaces, cuticle flanges on epidermal cells are straight and

基金项目: 江苏省高校自然科学基金基础研究项目(06KJD180201)

第一作者简介: 孙同兴(1962—), 男, 教授, 主要从事种子植物系统学研究。

* 通信作者: E-mail: houxueliang@xmu.edu.cn

收稿日期: 2018-09-06

Foundation item: Basic Research Program of Natural Science from Institutions of Higher Education, Jiangsu Province(06KJD180201)

First author introduction: SUN Tong-Xing(1962—), male professor, research on systematics of spermatophyta.

* Corresponding author: E-mail: houxueliang@xmu.edu.cn

Received date: 2018-09-06

without buttress. In other taxa, stomatal apparatus is only restricted to abaxial surfaces. On both adaxial and abaxial surfaces, the cuticle flanges on epidermal cells in *P. henkelii* are thick and with prominent buttresses. In *P. wangii*, the epidermal cells of adaxial surfaces are fairly regular, most cells are tetragonum and perpendicular to the long axis of leaf vein, the cuticle flanges are more prominent and extending to the hypodermis. In *P. costalis*, the adaxial epidermal cells are irregular and polygonous. In *P. forrestii*, the stomatal intervals are less and the adaxial epidermal cells are shorter, the cuticle flanges are less pronounced. In *P. annamiensis*, the stomatal intervals are relatively wide, the stomata exhibit broad elliptic, the epidermal cells of adaxial surfaces are thin rectangle in outline. In addition, the shape of epidermal cells on both surfaces and buttress characteristics in *P. macrophyllus* var. *maki* and *P. macrophyllus* var. *angustifolius* are distinctly different from those in *P. macrophyllus*. The epidermal cells of adaxial surfaces in *P. macrophyllus* var. *maki* are irregular and sinuate in outline, the flange between epidermal cells are fairly thick. In *P. macrophyllus* var. *angustifolius*, the epidermal cells of adaxial surfaces are square to rectangular, in outline, often shorter than those in *P. macrophyllus*, and the flange between epidermal cells are thicker than that in *P. macrophyllus*. Therefore, these differences of cuticle micromorphology may be used to distinguish species or variety in *Podocarpus*.

Key words *Podocarpus*; cuticle micromorphology; taxonomic significance

研究植物的表皮结构一般通过角质层进行,角质层是覆盖在植物表面的一层非细胞结构。角质层与表皮细胞紧密结合,植物表皮细胞的形态和排列方式以及气孔器的形态结构、分布、排列方式及开口方向等形态特征都能在角质层上反映出来。研究化石植物叶角质层已经有 150 余年的历史。叶表皮角质层微形态特征在现存的裸子植物杉科(Taxodiaceae)^[1]、柏科(Cupressaceae)^[2]、南洋杉科(Araucariaceae)^[3~5]系统学研究中 also 得到广泛应用。目前,关于罗汉松科(Podocarpaceae)叶表皮角质层研究,Stockey 等人已对陆均松属 *Dacrydium*^[6]、*Podocarpus* 属 sect. *Scytodopodium*^[7]、*Falcatifolium* 属^[8~9]、*Acmopyle* 属、*Decussocarpus* 属、*Prumnopitys* 属^[8,10]、*Pacrydium* 属、*Parasitaxus* 属^[11]做了大量的研究工作,为罗汉松科的系统分类提供了许多可靠的分类依据;同时,根据角质层特征,合理地对一些形态分类具有争议的类群进行了处理,认为 *Prumnopitys* 属 sect. *Sundacarpus* 单一种 *Prumnopitys amara* 完全不同于 *Prumnopitys* 属的其它种类,支持 Page 将 sect. *Sundacarpus* 提升为 *Sundacarpus* 属,并将 *Prumnopitys* 中变种 *Prumnopitys montana* var. *meridensis* 提升为种 *Prumnopitys meridensis* 的观点^[12]。此外,Hill 和 Pole^[13]认为,根据角质层特征可以将罗汉松科三个形态特征极为相似的属 *Afrocarpus*、*Nageia*、*Retrophyllum* 进行有效鉴定。嗣后,罗汉松科竹柏属 *Nageia* 6 种植物叶角质层也曾被详细地观察和研究^[14],结果支持 Mill^[15~16]在 Flora of China 中对竹柏属的处理意见。

中国植物志^[17]中罗汉松属罗汉松组包括 8 种

3 变种,而在 Flora of China^[18]中罗汉松属仅包括原来的罗汉松组植物,同时将其中的菲律宾罗汉松(*Podocarpus philippinensis*)作为百日青(*Podocarpus neriifolius*)的异名处理,因而罗汉松属成为 7 种,除原来的 3 变种外,又新增 1 变种,即毛枝罗汉松(*P. macrophyllus* var. *piliramulus* Z. X. Chen et Z. Q. Li),该变种由陈志修和李振卿于 1989 年根据采自湖北竹山县的标本而建立^[19]。罗汉松属植物包括变种形态差异较小,叶外部形态极相似,均具有 1 条明显的中脉,叶片窄长,分类性状难以准确应用。本研究拟选取中国分布的罗汉松属植物和少数从南美洲引种的罗汉松属植物(深圳仙湖植物园有较多引种种类)为研究材料,利用扫描电镜,对叶角质层内外表面的微观特征进行细致的研究,为罗汉松属的正确分类提供参考依据。

1 材料和方法

罗汉松属 8 种 2 变种实验材料(表 1)均采自深圳仙湖植物园裸子植物区引种栽培植物,凭证标本存放于盐城师范学院植物标本室(YCTC)。每个物种均选取成熟叶片中部部分约 $0.5\text{ cm}^2 \times 0.5\text{ cm}^2$ 小块,浸入 20% 的三氧化铬水溶液中,然后在 60°C 烘箱中放置 24 h,当叶角质层与内部组织自然分离时,取出角质层,再用毛笔轻轻清除残存在角质层内表面所有细胞,经蒸馏水冲洗数次后,通过各级酒精脱水干燥。每种植物利用 4 个样品台,分别将叶近轴面和远轴面角质层的内外表面朝上,用双面胶带粘贴在样品台上。真空喷镀金膜后,在 Quanta200 扫描电子显微镜下观察并照相。

表 1 研究材料和凭证标本

Table 1 The specimens and vouchers

种名 Species	凭证标本 Voucher
小叶罗汉松 <i>Podocarpus wangii</i> C. C. Chang	孙同兴(T. X. Sun) 200201 (YCTC)
兰屿罗汉松 <i>P. costalis</i> Presl.	孙同兴(T. X. Sun) 200202 (YCTC)
大理罗汉松 <i>P. forrestii</i> Graib et W. W. Smith	孙同兴(T. X. Sun) 200203 (YCTC)
海南罗汉松 <i>P. annamiensis</i> N. E. Gray	孙同兴(T. X. Sun) 200204 (YCTC)
罗汉松 <i>P. macrophyllus</i> (Thunb.) Sweet.	孙同兴(T. X. Sun) 200205 (YCTC)
狭叶罗汉松 <i>P. macrophyllus</i> var. <i>angustifolius</i> Blume	孙同兴(T. X. Sun) 200206 (YCTC)
短叶罗汉松 <i>P. macrophyllus</i> var. <i>maki</i> Endl.	孙同兴(T. X. Sun) 200207 (YCTC)
贺氏罗汉松 <i>P. henkelii</i> Stapf ex Dallim & Jacks	孙同兴(T. X. Sun) 200208 (YCTC)
镰叶罗汉松 <i>P. falcatus</i> (Thunb.) R. Br. ex Mirb.	孙同兴(T. X. Sun) 200209 (YCTC)
洛杉矶罗汉松 <i>P. gracilior</i> Pilg.	孙同兴(T. X. Sun) 200210 (YCTC)

2 观察结果

在扫描电镜下,罗汉松属植物叶片角质层外表面具有许多相似特征,气孔器排列成带状,连续或不连续,长轴均与叶脉一致,气孔周围具有明显的伏罗林环(Florin ring)和较为明显的气孔塞(图版 I:1,10,图版 II:4,10,图版 III:3~4,10,图版 IV:4,~5,9,图版 V:8~9)。但气孔器的分布和密度、表皮细胞的形状具有明显种间差异,镰叶罗汉松和洛杉矶罗汉松叶两表面均具有气孔器分布,其中洛杉矶罗汉松两面的气孔密度相似,而镰叶罗汉松近轴面的气孔密度比远轴面的少,其它 8 种的气孔器仅分布在远轴面,狭叶罗汉松的气孔密度较大,有时能够看到两个气孔器挤在一起(图版 III:3~4)。此外,所有种类远轴面的表皮细胞在扫描电镜下均能较清楚看清垂周壁的轮廓(图版 I:1,5,10,图版 II:10,图版 III:3,10),而近轴面由于角质层太厚不能看清表皮细胞的形态。其中,小叶罗汉松(图版 I:1)、兰屿罗汉松(图版 I:5)和短叶罗汉松(图版 III:10)远轴面表皮细胞垂周壁浅波状,细胞长轴较短,排列不规则,端壁尖,横壁较倾斜,有时与叶长轴成一定角度或横向排列,气孔器略微下沉,气孔塞发达;大理罗汉松(图版 I:10)、罗汉松(图版 II:10)、狭叶罗汉松远轴

面表皮细胞垂周壁深波状,细胞较长,排列较规则;罗汉松的气孔塞略不发达,大理罗汉松和狭叶罗汉松气孔塞较为发达,而短叶罗汉松和镰叶罗汉松(图版 IV:9)气孔塞极为发达。海南罗汉松(图版 II:4)、贺氏罗汉松(图版 IV:4)远轴面表皮细胞垂周壁轮廓不明显,有许多气孔被角质层完全堵塞,洛杉矶罗汉松气孔带间的表皮细胞突出,气孔略微下陷(图版 V:8),但贺氏罗汉松(图版 IV:5)、镰叶罗汉松(图版 IV:9)、洛杉矶罗汉松(图版 V:9)有些气孔器则能较为清楚的看到保卫细胞和气孔间隙。

若从角质层内表面来看,气孔器排列成规则或略不规则的气孔带,连续或不连续,气孔带间的表皮细胞长,较规则排列,而气孔器带内或气孔器周围的表皮细胞短、不规则,呈各个方向排列(图版 I:2,6,11,图版 II:5,图版 III:5,11,图版 IV:7,11,图版 V:1,5,10~11),保卫细胞下陷,极延伸明显(图版 II:7,图版 IV:1,6,图版 V:2,4,7,12),副卫细胞宽大,具宽翼,多数气孔器具两个侧副卫细胞,有时由于一个侧副卫细胞或两个侧副卫细胞又经过一次或两次分裂,形成具有 3 个至 4 个副卫细胞(图版 I:3,7,12,图版 II:6,7,图版 III:6,12,图版 IV:7,图版 V:1~5,7,11),极副卫细胞通常不存在,而在极副卫细胞区域是与表皮细胞具有相同纹饰特征的短的表皮细胞(图版 I:7,12,图版 II:1,6,12,图版 III:7,12,图版 IV:7,图版 V:12)。副卫细胞的外垂周壁较薄、突起,顶端规则或不规则齿裂(图版 II:6~7,图版 IV:1,6,8,图版 V:2,3),副卫细胞的平周壁上有一环状凹槽(图版 II:1,图版 IV:1,6,8,图版 V:2~4,7,12),这一凹槽相对应的位置是从表面看到的伏罗林环。保卫细胞和副卫细胞之间的角质层较厚,有时向内卷曲(图版 I:3,7,12,图版 II:1,7,12,图版 III:7,图版 IV:1,6,图版 V:2,12)。通常情况下,两个表面的表皮细胞形态不一致,近轴面的表皮细胞排列较为规则,而远轴面的相对较短。但在扫描电镜下观察,罗汉松属植物叶角质层内表面的特征仍具有显著区别。小叶罗汉松气孔带之间有 1~3 列表皮细胞,有时两条气孔带紧靠,或多个气孔器挤在一起,使副卫细胞相连。表皮细胞不规则,方形、长方形和多边形等,通常气孔带间的表皮细胞较长、规则,垂周壁略弯曲,角质层凸缘较明显,气孔带内表皮细胞不规则、较短,垂周壁基部角质层凸缘不明显(图版 I:2~3),气孔

器阔椭圆形,副卫细胞较宽,使气孔器长轴与叶片长轴垂直(图版 I:3)。近轴面表皮细胞排列规则,方形或长方形,有时细胞长轴与叶片长轴垂直,表皮细胞垂周壁之间的角质层发达能够延伸到表皮细胞内平周壁以内(图版 I:4)。兰屿罗汉松气孔器排列成略不规则的带,有时气孔带不连续,气孔排列方向与叶片长轴基本一致。气孔带之间有1~4列表皮细胞,较规则,比小叶罗汉松的长(图版 I:6),垂周壁弯曲,凸缘较明显,气孔带内表皮细胞较短,方形或多边形,凸缘不明显(图版 I:7)。气孔器形状为阔椭圆形,长轴与叶长轴垂直,副卫细胞具宽翼(图版 I:7),近轴面表皮细胞排列没有小叶罗汉松的规则,方形或长方形,长轴较短,或多边形或成圆形,有时细胞长轴与叶片长轴垂直(图版 I:8~9)。大理罗汉松气孔器排列成略规则的带,气孔带排列方向与叶片长轴基本一致(图版 I:11),气孔带间隔没有小叶罗汉松和兰屿罗汉松的大,有时两条气孔带挤在一起,使副卫细胞紧连(图版 I:12)。气孔带间表皮细胞较规则、长方形、较长,垂周壁略弯曲,凸缘较明显,气孔带内表皮细胞不规则,方形、多边形,垂周壁凸缘不明显(图版 I:11)。气孔器形状为阔椭圆形,较宽,副卫细胞具宽翼(图版 II:1)。近轴面表皮细胞排列规则,方形或长方形,细胞长轴与叶片长轴一致,有时出现三角形细胞,或两个长方形细胞并排(图版 II:2),垂周壁凸缘不明显,垂周壁之间的角质层能够延伸到表皮细胞内平周壁内,角质层平周壁具有小孔(图版 II:3)。海南罗汉松气孔带间隔1~4列表皮细胞,气孔带排列方向与叶片长轴基本一致,气孔带间的表皮细胞较长、长方形,垂周壁略弯曲,凸缘较明显,靠近气孔带和气孔带内表皮细胞较短,方形或多边形,凸缘明显(图版 II:5)。气孔器形状为阔椭圆形,副卫细胞较宽(图版 II:6,7)。近轴面表皮细胞排列规则,均为细长形,长为宽的2至多倍(图版 II:8),细胞长轴与叶片长轴平行,垂周壁浅波状,凸缘较明显,垂周壁之间的角质层较发达能够延伸到表皮细胞内(图版 II:9)。罗汉松气孔器形状为阔椭圆形,长轴与叶长轴平行,副卫细胞较窄,气孔带间的表皮细胞较规则、长方形,垂周壁波状弯曲,凸缘较明显,气孔带内表皮细胞不规则内,凸缘不明显(图版 II:11~12)。近轴面表皮细胞排列规则,长方形或方形,有时细胞长轴与叶片长轴垂直(图版 III:1),这一特征与兰屿罗汉松极为相

似,但垂周壁比兰屿罗汉松的直,凸缘没有兰屿罗汉松的明显,垂周壁之间的角质层极发达,能够延伸到表皮细胞内平周壁以内(图版 III:2)。狭叶罗汉松远轴面特征与罗汉松较为相似,但气孔带间隔较窄(图版 III:5),气孔器带间的表皮细胞较规则,浅波状弯曲,凸缘不明显,气孔带内表皮细胞不规则内,凸缘也不明显(图版 III:6~7)。近轴面表皮细胞排列规则,方形或长方形,比罗汉松的表皮细胞短,凸缘没有罗汉松的不明显,垂周壁之间的角质层极其发达,直或略微弯曲,比罗汉松的厚(图版 III:8~9)。短叶罗汉松气孔器形状为阔椭圆形,有时副卫细胞较宽,长轴与叶长轴垂直(图版 III:11~12),保卫细胞极延伸较长,气孔带间的表皮细胞较长,深波状弯曲(图版 III:11),凸缘明显,与罗汉松的略微相似,但与狭叶罗汉松的区别较大,气孔带内表皮细胞不规则内(图版 III:12)。近轴面表皮细胞排列不规则,细胞形状多样,垂周壁深波状弯曲,凸缘极为明显(图版 IV:2,3)。贺氏罗汉松气孔器表面伏罗林环有时方形(图版 IV:4~5,8),保卫细胞极延伸发达(图版 IV:6),气孔带间隔较窄,具1~3列表皮细胞(图版 IV:7),通常气孔带间的表皮细胞较规则,有方形,长方形和多边形等,细胞壁略弯曲,气孔带内和周围的表皮细胞较不规则,但气孔带内和气孔带间的表皮细胞凸缘都极为发达,角质层较厚、较高,能够延伸到表皮细胞内平周壁以内(图版 IV:6~7)。近轴面表皮细胞排列极不规则,长方形、多为多边形,有时细胞长轴与叶片长轴垂直,垂周壁直,凸缘极为发达(图版 IV:10)。镰叶罗汉松两表面均具气孔器,气孔器排列成略不规则的带,气孔带多为不连续,排列方向与叶片长轴基本一致,气孔带内有许多表皮细胞(图版 IV:11,图版 V:1,5)。气孔器形状为阔椭圆形,长轴与叶长轴垂直,副卫细胞较宽,多数气孔器具两个侧副卫细胞,有时具有3~4个副卫细胞(图版 V:1~5,7)。副卫细胞的外垂周壁突起、较薄、不规则裂片,平周壁较为粗糙(图版 V:2~3),保卫细胞之间的角质层较厚(图版 V:2~3),极延伸较长(图版 V:4,7)。两个表面表皮细胞排列均较为规则,垂周壁直,较厚,不具凸缘(图版 IV:12,V:6),外平周壁具有小瘤状突起(图版 V:6),但远轴面的表皮细胞较短,方形或短的长方形,有时细胞长轴与叶片长轴垂直(图版 IV:11~12,图版 V:1~4),而近轴面的表皮细胞长方形,有时长是宽的多倍(图版 V:5~7)。洛杉

罗汉松叶两表皮均具气孔器,两表面的气孔密度、表皮细胞形状相似,气孔带排列较为宽松,间隔 1~4 列或 5 列表皮细胞(图版 V: 10),气孔器形状为长椭圆形,长轴与叶长轴一致(图版 V: 11~12),保卫细胞之间的角质层较厚,极延伸较长,极副卫细胞通常不存在,在极副卫细胞区域可以有两个表皮细胞(图版 V: 10, 12)。副卫细胞外垂周壁突起较薄,略不规则,平周壁有一环状凹槽,较深(图版 V: 12)。保卫细胞和副卫细胞之间的角质层较厚,内卷(图版 V: 12),气孔带间表皮细胞较为规则、长方形,气孔带内表皮细胞较短,不规则,多边形(图版 V: 10~11)。表皮细胞外平周壁较为粗糙,垂周壁直,不具凸缘,角质层没有延伸到表皮细胞内平周壁以内(图版 V: 11~12)。

3 讨论

Stockey 等^[7]利用扫描电镜细致观察了分布于马达加斯加和南非的罗汉松属 *Scytodipodium* 组 7 种 3 变种植物,发现它们的气孔器周围均具有明显的伏罗林环,气孔器仅分布在远轴面,保卫细胞下陷,具有明显的极延伸,周围环绕 2~6 个副卫细胞,但多数气孔器具 2~3 个副卫细胞,所有种类的气孔器均不具有极副卫细胞,在极副卫细胞的位置是具有明显表皮细胞特征的细胞。而 Stockey 和 Ko^[8]对罗汉松科 *Acmopyle* 属、*Decussocarpus* 属、*Prumnopitys* 属和 *Falcatifolium* 属角质层观察后发现 *Acmopyle* 属和 *Prumnopitys* 属气孔器不具伏罗林环。本研究观察的 8 种 2 变种罗汉松属植物也具有明显的伏罗林环结构,气孔器保卫细胞极延伸明显、具有多个副卫细胞、不具极副卫细胞。因而,具有伏罗林环和气孔器具有多个副卫细胞等是罗汉松属植物的明显特征。而具有极副卫细胞是南洋杉科南洋杉属(*Araucaria*)^[3]和贝壳杉属(*Agathis*)^[5]两个属的重要特征。在已观察的罗汉松科其它属,如陆均松属(*Dacrydium*)^[6],*Falcatifolium* 属^[8~9]、*Acmopyle* 属、*Decussocarpus* 属、*Prumnopitys* 属^[8,10]、*Pacrydium* 属、*Parasitaxus* 属^[11]以及 *Afrocarpus* 属、竹柏属 *Nageia*、*Retrophyllum* 属^[13]中气孔器副卫细胞数目均为 2~4 或 6 个,都不具极副卫细胞。而在光学显微镜下很容易把极副卫细胞处的表皮细胞也当作副卫细胞,以致于在罗汉松属、鸡毛松属(*Dacrycarpus*)、陆均松属和竹柏属的气孔器中观察到 6~8 个副卫细胞^[20]。

罗汉松科气孔器通常仅分布在远轴面,如马达加斯加和南非的罗汉松属 7 种 3 变种的气孔器仅分布在远轴面^[7],但 10 种 1 变种 *Prumnopitys* 属中有 3 种气孔器两面分布^[10],*Acmopyle* 属、*Decussocarpus* 属、*Falcatifolium* 属、*Prumnopitys* 属有多种叶两面都有气孔器分布^[8],在竹柏属中,也有肉托竹柏(*Nageia wallichiana*)、大叶竹柏(*N. maxima*)和马来竹柏(*N. motleyi*)叶两面均具有气孔器,并且马来竹柏叶两面的气孔密度相似^[13~14,21]。本研究发现罗汉松属的镰叶罗汉松和洛杉矶罗汉松叶两表面也均具有气孔器分布。罗汉松属外部形态极相似,均具有 1 条明显的中脉,叶片窄长^[17~18]。但本研究发现罗汉松属内种间叶角质层内表面特征差异明显,尤其是近轴面表皮细胞的形态特征差异较为显著。镰叶罗汉松和洛杉矶罗汉松同其他种类差异最大,这两种植物叶两面均具气孔器,角质层内表面垂周壁直,不具有角质层凸缘。但两种植物之间也具有明显区别,镰叶罗汉松表皮细胞较短,气孔器副卫细胞具宽翼,而洛杉矶罗汉松表皮细胞较长,气孔器副卫细胞较窄,长大于宽。而贺氏罗汉松与其它种类也具有较大的差异,近轴面表皮细胞排列极为不规则,有长方形、方形和多边形各种类型,细胞的长轴方向也不一致,最为显著的特征是近轴面和远轴面表皮细胞的垂周壁凸缘均极其发达。小叶罗汉松近轴面表皮细胞排列较为规则,多数为方形,长轴与叶脉垂直,而长方形细胞通常比较窄,垂周壁之间的角质层突起较为显著,延伸到皮下层。而兰屿罗汉松近轴面表皮细胞排列不规则,多边形,各个方向排列,细胞的角端比较钝或圆滑,没有棱角。

中国植物志描述大理罗汉松与罗汉松极为相似,其主要区别在于大理罗汉松叶多为狭矩圆形或矩圆状条形,先端钝,质地厚,雄球花穗细而短;种子圆球形^[17]。而对两种角质层的观察发现,两者具有明显的差异。大理罗汉松气孔器排列成略规则的带,气孔带有时不连续,气孔带间隔比罗汉松的小,有时两条气孔带挤在一起,使副卫细胞紧连,气孔带排列方向与叶片长轴基本一致。近轴面表皮细胞较短,方形或长方形,极少三角形,细胞长轴与叶片长轴一致,比罗汉松近轴面的表皮细胞排列规则,而罗汉松的近轴面表皮细胞,长方形或方形,较长,有时横向排列,细胞长轴与叶片长轴垂直,表皮细胞的角隅比较圆滑,没有大理罗汉松的尖锐。垂周壁之间的角质层比大理罗汉松

的发达。海南罗汉松与罗汉松也极为相似,其主要区别在于海南罗汉松叶下面淡绿色,不被白粉,雄球花通常单生^[17]。而对两种角质层的观察发现,两者也具有明显的差异。海南罗汉松气孔带间隔较宽,1~4列表皮细胞,气孔器形状为阔椭圆形,较宽,副卫细胞外垂周壁边缘具许多锯齿,近轴面表皮细胞排列规则,均为细长长方形,长为宽的2至多倍,比罗汉松的近轴面表皮细胞长、规则,凸缘较罗汉松的明显。

罗汉松科的 *Prumnopitys* 属被分为 *Prumnopitys* 组和 *Sundacarpus* 组,*Sundacarpus* 组仅包括 *Prumnopitys amara*。Stockey 和 Frevel^[10] 发现 *Prumnopitys amara* 远轴面表皮细胞垂周壁深波状弯曲,角质层较薄,保卫细胞极延伸不明显,近轴面表皮细胞细长,这些特征完全不同于 *Prumnopitys* 属的其它种类,因而支持 Page^[12] 将 *Prumnopitys amara* 从 *Prumnopitys* 分离出来归于 *Sundacarpus* 属的处理。同时,Stockey 和 Frevel^[10] 还发现 *Prumnopitys* 属内的变种 *P. montana* var. *meridensis* 和原变种 *P. montana* var. *montana* 的角质层特征差异很大,*P. montana* var. *meridensis* 的伏罗林环不明显,气孔带较疏松,气孔器圆形,远轴面表皮细胞长方形,垂周壁直,而 *P. montana* var. *montana* 的伏罗林环明显,气孔带间隔较小,有许多气孔器拥挤在一起,且有许多气孔器形成横向排列的带状结构,气孔器长方形,远轴面表皮细胞短,近方形,垂周壁浅波状弯曲,认为这些差异明显大于 *Prumnopitys* 属内种之间的差异,因而支持 Buchholz 和 Gray^[22] 将 *P. montana* var. *meridensis* 提升为一个独立的种 *P. meridensis* 的做法。Flora of China 认为罗汉松有四个变种,即柱冠罗汉松 (*Podocarpus macrophyllus* var. *chingii* N. E. Gray)、狭叶罗汉松、毛枝罗汉松 (*P. macrophyllus* var. *piliramulus* Z. X. Chen et Z. Q. Li) 和短叶罗汉松^[18]。这些变种与原种的差异主要是叶外部形态的变化,如短叶罗汉松与罗汉松主要区别在于枝条向上斜展,叶短而密生,先端钝而圆,狭叶罗汉松与罗汉松的主要区别在于狭叶罗汉松叶较狭,先端渐窄成长尖头,基部楔形^[17]。而对罗汉松和变种短叶罗汉松及狭叶罗汉松角质层内表面观察后发现,变种短叶罗汉松和狭叶罗汉松与罗汉松具有明显的差异。短叶罗汉松远轴面气孔带间窄,表皮细胞排列较短、不规则,近轴面表皮细胞形态差别较为显著,细胞排列不规则,垂周壁深波状弯曲,凸缘极为明显,但原

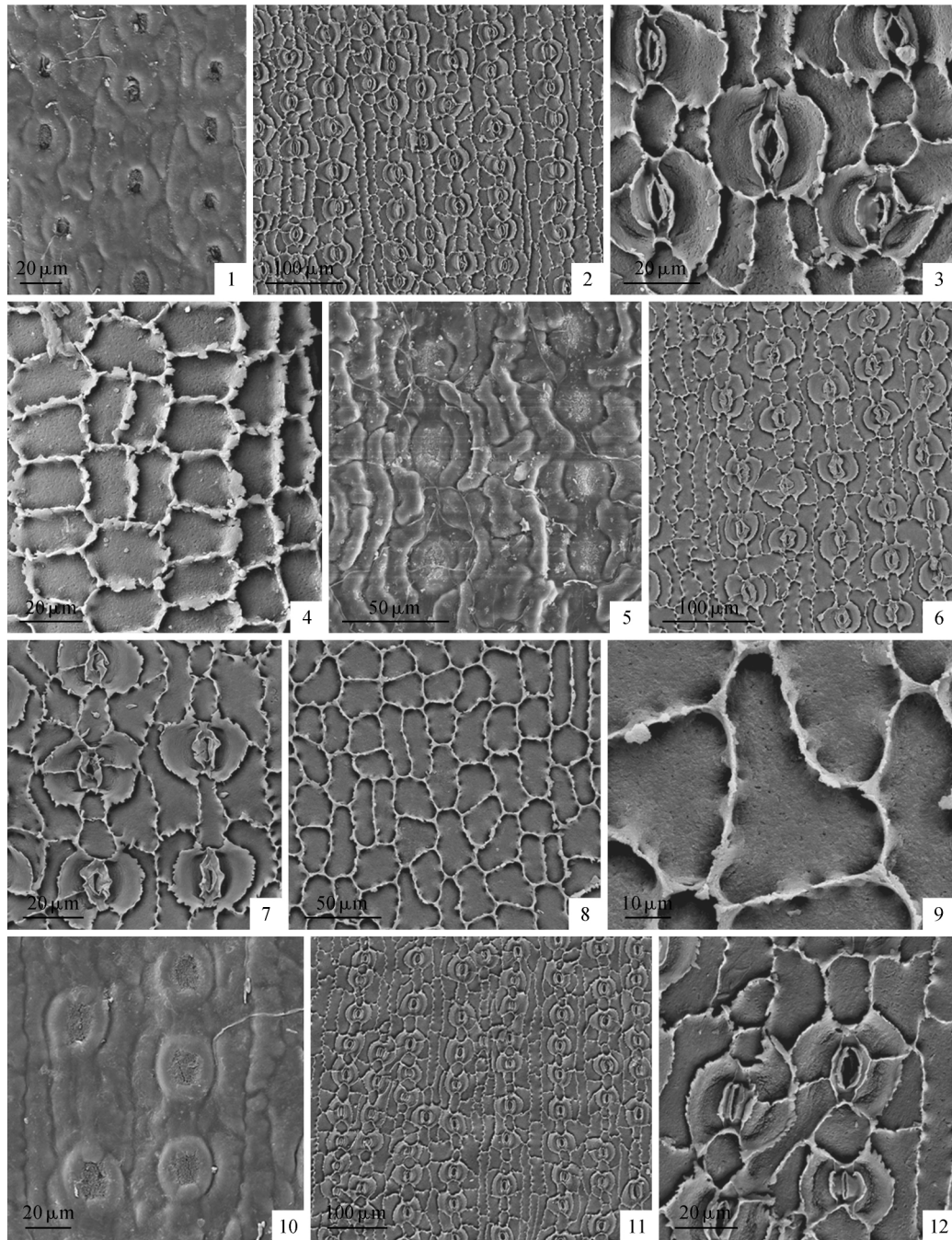
种罗汉松近轴面表皮细胞排列较为规则,垂周壁浅波状弯曲,凸缘不明显。而狭叶罗汉松远轴面气孔带间的表皮细胞较长、较规则、长方形,气孔带内和带间细胞垂周壁凸缘均不明显,气孔密度大。近轴面表皮细胞排列规则,方形或长方形,但比罗汉松的表皮细胞短,垂周壁直或略弯曲,角质层极厚,凸缘不明显,而罗汉松近轴面表皮细胞排列较不规则,垂周壁浅波状弯曲,角质层较薄,凸缘比狭叶罗汉松的明显。这些差异特征也很容易将变种短叶罗汉松、狭叶罗汉松和罗汉松区分开来。

致谢深圳仙湖植物园傅小平博士帮助采集实验材料,华南农业大学生命科学学院分析仪器中心帮助描电镜观察,谨此致谢。

参 考 文 献

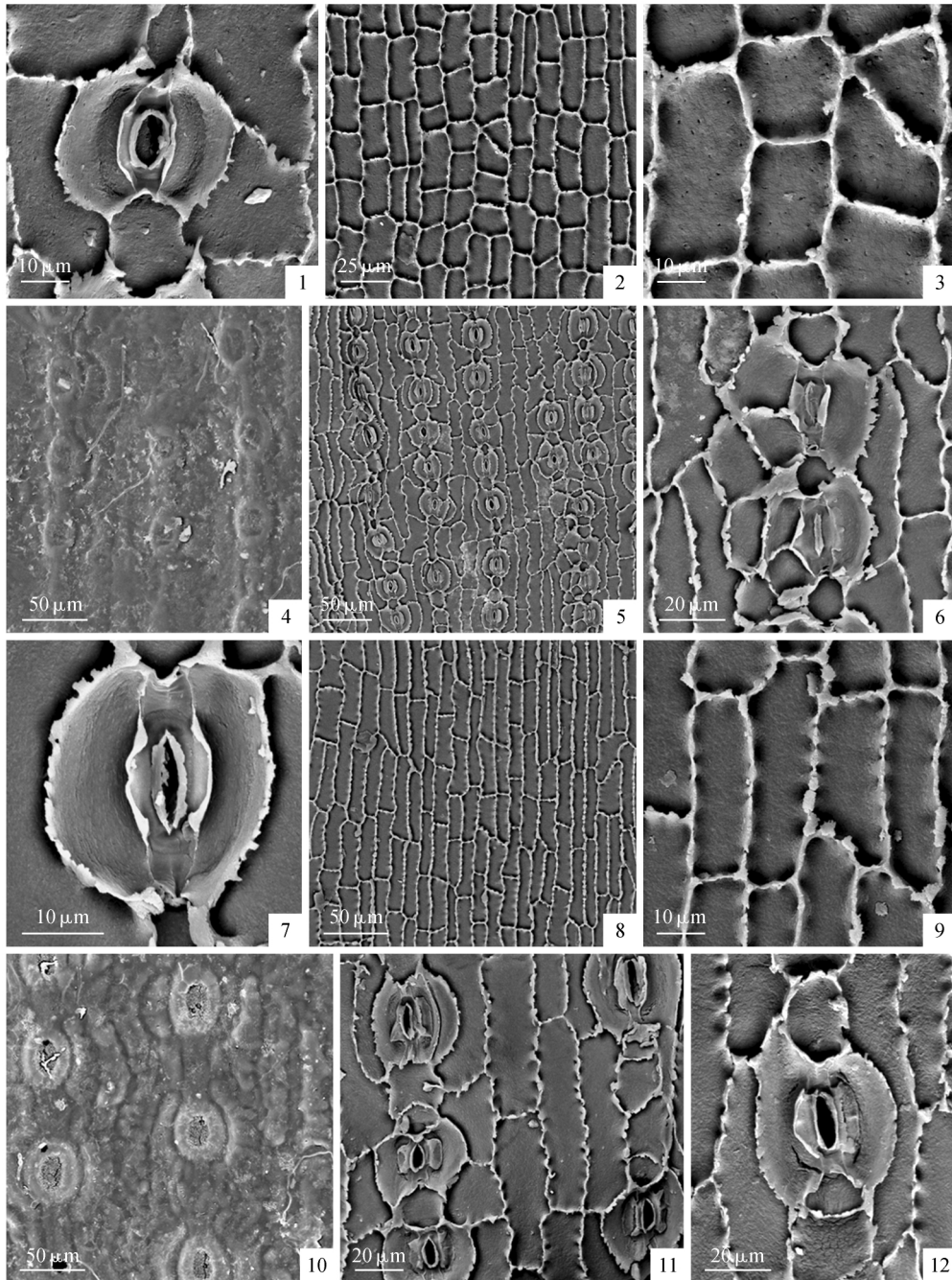
1. Alvin K L, Boulter M C. A controlled method for comparative study of taxodiaceous leaf cuticles [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 1974, 69(4): 277 - 286.
2. Alvin K L, Dalby D H, Oladele F A. Numerical analysis of cuticular characters in Cupressaceae [M]. 379 - 396 in Cutler D F, Alvin K L, Price C E, eds. The plant cuticle. Linnean Society symposium series, no 10, 1982, London: Academic Press.
3. Stockey R A, Ko H. Cuticle micromorphology of *Araucaria de Jussieu* [J]. Botanical Gazette, 1986, 147(4): 508 - 548.
4. Stockey R A, Taylor T N. Cuticular features and epidermal patterns in the genus *Araucaria de Jussieu* [J]. Botanical Gazette, 1978, 139(4): 490 - 498.
5. Stockey R A, Taylor T N. Scanning electron microscopy of epidermal patterns and cuticular structure in the genus *Agathis* [J]. Scanning Electron Microscopy, 1981, 3: 207 - 212.
6. Stockey R A. Cuticle micromorphology of *Dacrydium* (Podocarpaceae) from New Caledonia [J]. Botanical Gazette, 1990, 151(1): 138 - 149.
7. Stockey R A, Frevel B J, Woltz P. Cuticle micromorphology of *Podocarpus*, subgenus *Podocarpus*, section *Scytodopium* (Podocarpaceae) of Madagascar and South Africa [J]. International Journal of Plant Sciences, 1998, 159(6): 923 - 940.
8. Stockey R A, Ko H. Cuticle micromorphology of some New Caledonian podocarps [J]. Botanical Gazette, 1988, 149(2): 240 - 252.
9. Stockey R A, Ko H, Woltz P. Cuticle micromorphology of

- Falcatifolium* de Laubenfels(Podocarpaceae) [J]. International Journal of Plant Sciences ,1992 ,153(4) : 589 – 601.
10. Stockey R A ,Frevel B J. Cuticle micromorphology of *Prumnopitys* Philippi(Podocarpaceae) [J]. International Journal of Plant Sciences ,1997 ,158(2) : 198 – 221.
11. Stockey R A ,Ko H ,Woltz P. Cuticle micromorphology of *Parasitaxus* de Laubenfels(Podocarpaceae) [J]. International Journal of Plant Sciences ,1995 ,156(4) : 723 – 730.
12. Page C N. New and maintained genera in the conifer families Podocarpaceae and Pinaceae [J]. Notes of the Royal Botanic Gardens Edinburgh ,1988 ,45(1) : 377 – 395.
13. Hill R S ,Pole M S. Leaf and shoot morphology of extant *Afrocarpus* ,*Nageia* and *Retrophyllum*(Podocarpaceae) species and species with similar leaf arrangement from Tertiary sediments in Australia [J]. Australian Systematic Botany ,1992 ,5(3) : 337 – 358.
14. 孙同兴. 竹柏属叶角质层微形态的观察 [J]. 武汉植物学研究 2008 ,26(6) : 554 – 560.
Sun T X. Cuticle micromorphology of *Nageia* [J]. Journal of Wuhan Botanical Research 2008 ,26(6) : 554 – 560.
15. Mill R R. A new combination in *Nageia*(Podocarpaceae) [J]. Novon ,1999 ,9(1) : 77 – 78.
16. Mill R R. A new sectional combination in *Nageia* Gaertn. (Podocarpaceae) [J]. Edinburgh Journal of Botany 2001 ,58(3) : 499 – 501.
17. 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 第 7 卷 [M]. 北京: 科学出版社 ,1978: 398 – 421.
Editorial Committee of Flora of China ,Chinese Academy of Sciences. Flora Reipublicae Popularis Sinicae ,Vol. 7 [M]. Beijing: Science Press ,1978: 398 – 421.
18. Fu L K ,Li Y ,Mill R R. Flora of China. Podocarpaceae Vol. 4 [M]. Beijing: Science Press ,1999: 78 – 84.
19. 陈志秀 李振卿. 罗汉松一新变种 [J]. 植物研究 ,1989 ,9(3) : 69.
Chen Z X ,Li Z Q. A new variety of *Podocarpus macrophyllus*(Thunb.) D. Don [J]. Bulletin of Botanical Research ,1989 ,9(3) : 69.
20. 苏应娟. 红豆杉科、三尖杉科和罗汉松科植物叶片结构的比较观察 [J]. 武汉植物学研究 ,1997 ,15(4) : 307 – 316.
Su Y J. Comparative observation on the leaf structure of Taxaceae ,Cephalotaxaceae and Podocarpaceae [J]. Journal of Wuhan Botanical Research ,1997 ,15(4) : 307 – 316.
21. 孙同兴 王雪英. 竹柏属植物的分类、地理分布及药用价值 [J]. 亚热带植物科学 2005 ,34(2) : 53 – 55.
Sun T X ,Wang X Y. The identification and geographic distribution of *Nageia* and its pharmaceutical effect [J]. Subtropical Plant Science 2005 ,34(2) : 53 – 55.
22. Buchholz J T ,Gray N E. A taxonomic revision of *Podocarpus*. II. The American species of *Podocarpus*: section *Stachycarpus* [J]. Journal of the Arnold Arboretum ,1948 ,29(1) : 64 – 76.



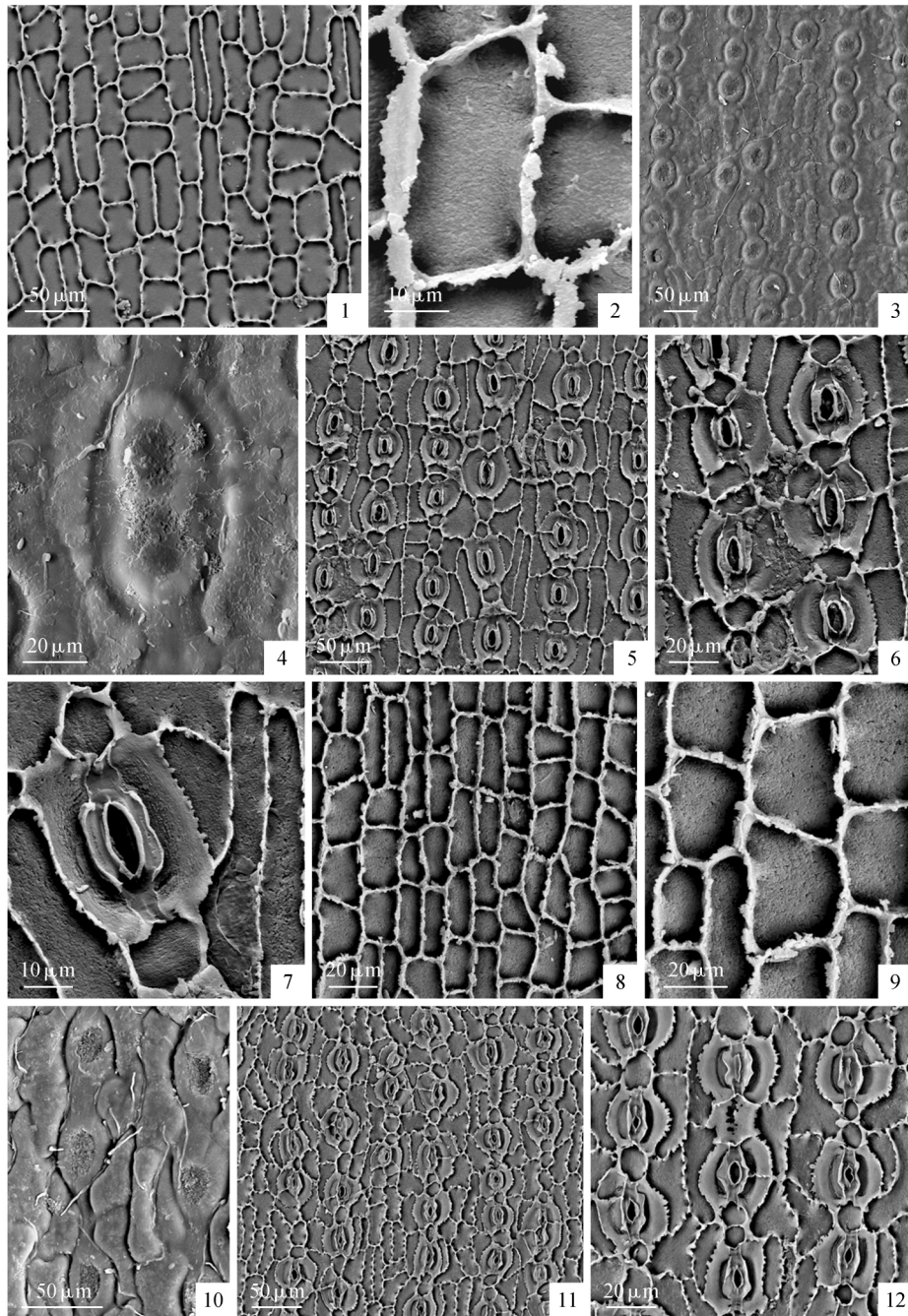
图版 I 1~4. 小叶罗汉松: 1. 远轴面外表面, 示气孔器和表皮细胞; 2. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和表皮细胞; 3. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 2 个副卫细胞和不具极副卫细胞; 4. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞。5~9. 兰屿罗汉松: 5. 远轴面外表面, 示气孔器和表皮细胞; 6. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和表皮细胞; 7. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 2~4 个副卫细胞和不具极副卫细胞; 8. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞; 9. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞和凸缘。10~12. 大理罗汉松: 10. 远轴面外表面, 示气孔器和表皮细胞; 11. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和表皮细胞; 12. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 2~4 个副卫细胞。

Plate I 1~4. *P. wangii*: 1. Outer surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 2. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 3. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus; 4. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells. 5~9. *P. costalis*: 5. Outer surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 6. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 7. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus with two three and four subsidiary cells without polar subsidiary cell; 8. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells; 9. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells and buttresses. 10~12. *P. forrestii*: 10. Outer surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 11. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 12. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus with two three and four subsidiary cells.



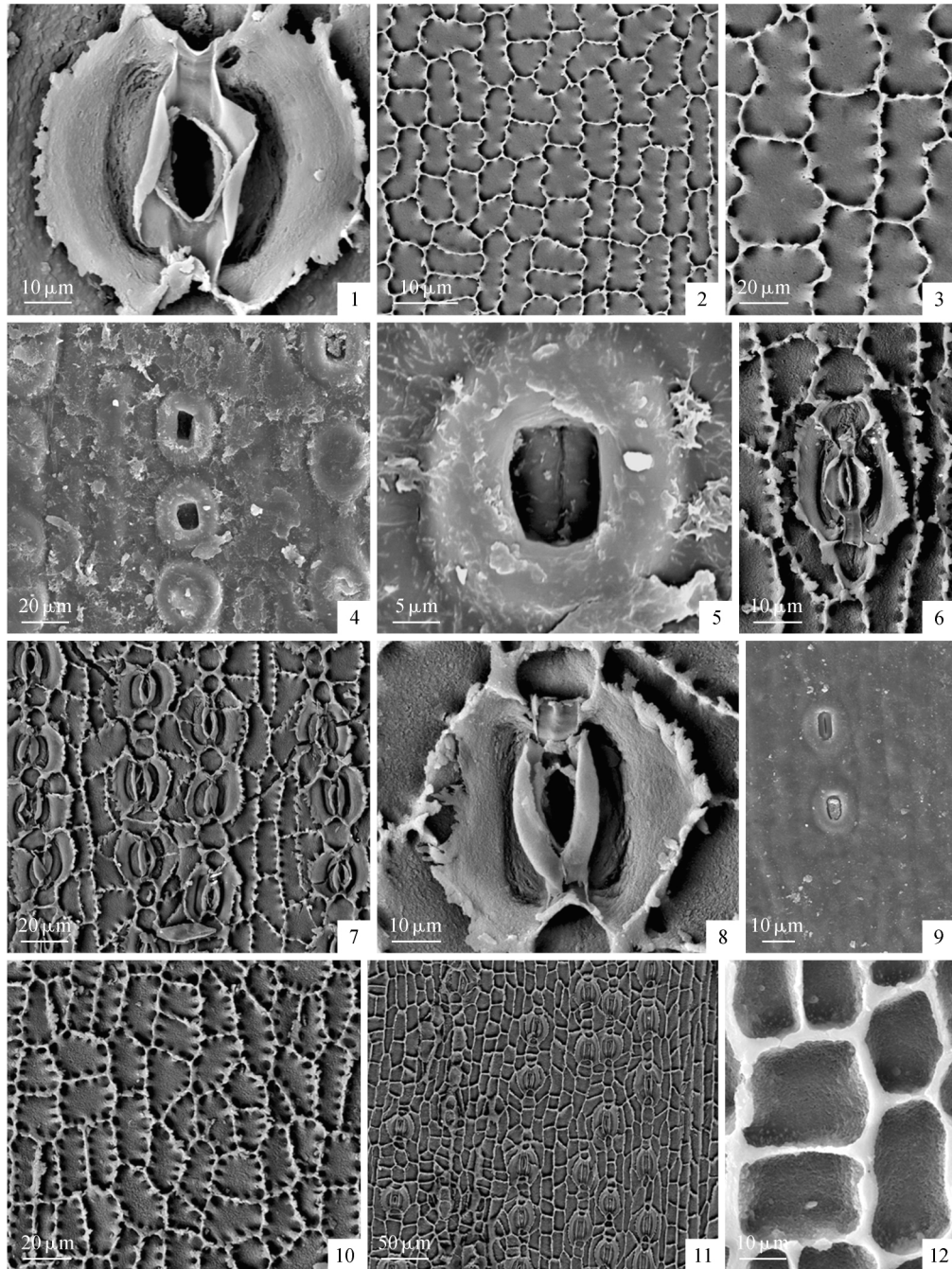
图版 II 1~3. 大理罗汉松: 1. 远轴面内表面, 示气孔器; 2. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞; 3. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞和凸缘 4~9. 海南罗汉松: 4. 远轴面外表面, 示气孔器和表皮细胞; 5. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和表皮细胞; 6. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 2~3 个副卫细胞; 7. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 2 个副卫细胞及保卫细胞极延伸; 8. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞; 9. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞和凸缘 10~12. 罗汉松: 10. 远轴面外表面, 示气孔器和表皮细胞; 11. 远轴面角质层内表面, 示气孔器、表皮细胞及凸缘; 12. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 2 个副卫细胞、不具极副卫细胞

Plate II 1~3. *P. forrestii*: 1. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus; 2. Inner surface of the adaxial epidermis, showing the epidermal cells; 3. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells and buttresses 4~9. *P. annamiensis*: 4. Outer surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 5. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 6. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus with two and three subsidiary cells and prominent polar extension; 7. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus with two subsidiary cells; 8. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells; 9. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells and buttresses 10~12. *P. macrophylla*: 10. Outer surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 11. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus and epidermal cells and buttresses; 12. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus without polar subsidiary cells



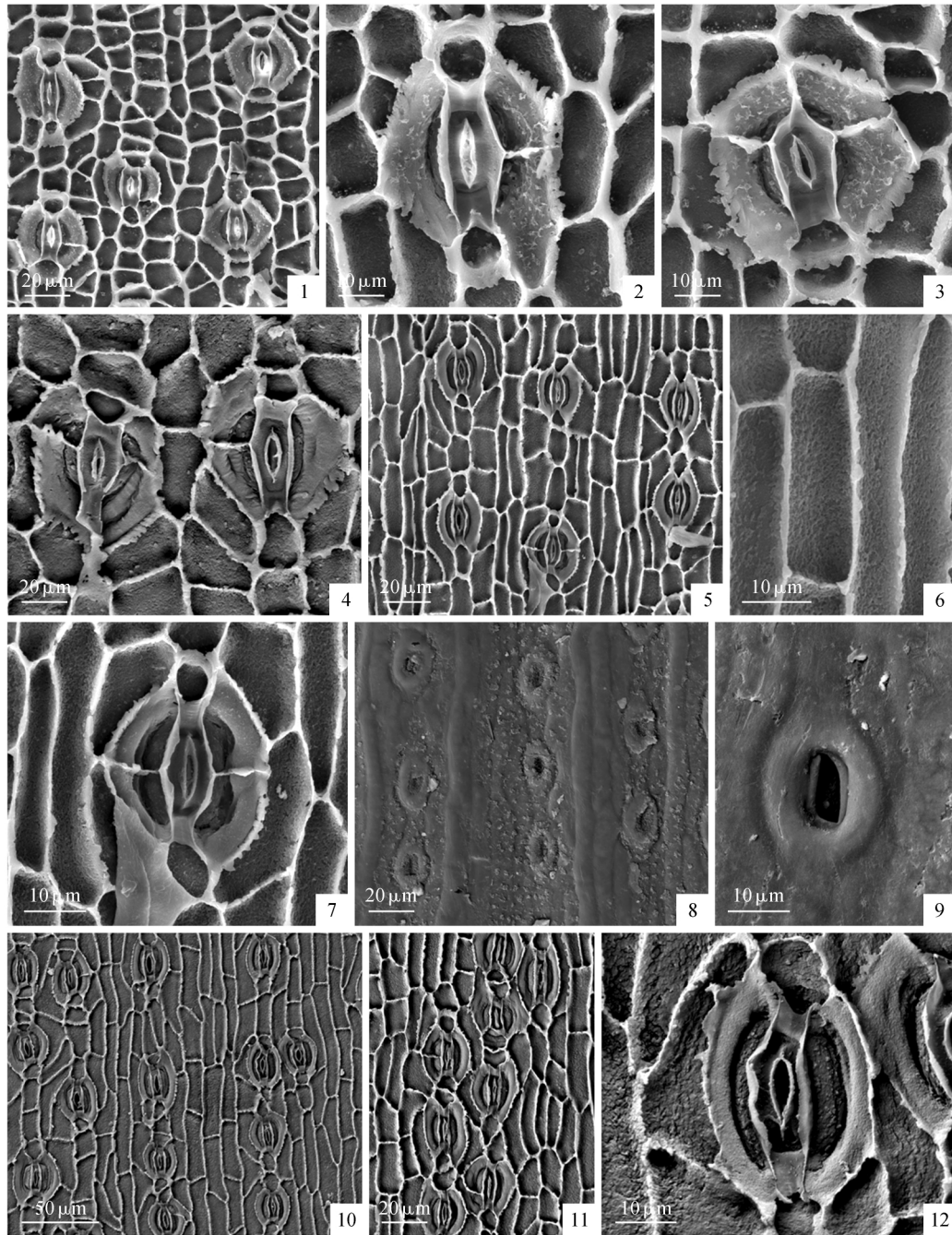
图版Ⅲ 1~2. 罗汉松: 1. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞; 2. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞及凸缘 3~9. 狭叶罗汉松: 3. 远轴面外表面, 示气孔器和表皮细胞; 4. 远轴面外表面, 示两个气孔器; 5. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和表皮细胞; 6. 远轴面角质层内表面, 示气孔器及表皮细胞; 7. 远轴面角质层内表面, 示具2个副卫细胞不具极副卫细胞; 8. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞; 9. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞垂周壁直 10~12. 短叶罗汉松: 10. 远轴面外表面, 示表皮细胞和气孔器; 11. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和表皮细胞; 12. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和凸缘

Plate III 1-2. *P. macrophylla*: 1. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells; 2. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells and buttresses 3-9. *P. macrophylla* var. *angustifolia*: 3. Outer surface of the abaxial epidermis showing two epidermal cells and stomatal apparatus; 4. Outer surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus; 5. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 6. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus and epidermal cells; 7. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus with two subsidiary cells and without polar subsidiary cells; 8. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells; 9. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells and straight anticlinal walls 10-12. *P. macrophylla* var. *maki*: 10. Outer surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 11. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 12. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus and buttresses



图版 IV 1~3. 短叶罗汉松: 1. 远轴面内表面, 示气孔器、2 个副卫细胞及副卫细胞平周壁上的凹槽; 2. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞; 3. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞及凸缘 4~8. 贺氏罗汉松: 4. 远轴面外表面, 示气孔器和被角质层堵塞的气孔器; 5. 远轴面外表面, 示气孔口及伏罗林环; 6. 远轴面角质层内表面, 示气孔器及保卫细胞极延伸; 7. 远轴面角质层内表面, 示气孔器、表皮细胞和凸缘; 8. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 2 个副卫细胞及凹槽; 10. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞和凸缘 9, 11~12. 镰叶罗汉松: 9. 远轴面外表面, 示气孔器和气孔塞; 11. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和表皮细胞; 12. 远轴面角质层内表面, 示表皮细胞

Plate IV 1~3. *P. macrophylla* var. *maki*: 1. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus, two subsidiary cells and a pronounced groove near the guard cells; 2. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells; 3. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells and buttresses 4~8. *P. henkelii*: 4. Outer surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus and some stoma converted by cuticle; 5. Outer surface of the abaxial epidermis showing the stoma and Florin ring; 6. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus and prominent polar extension; 7. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus, the epidermal cells and buttresses; 8. Inner surface of the adaxial epidermis showing the stomatal apparatus with two subsidiary cells and a pronounced groove; 10. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells and buttresses 9, 11~12. *P. falcatus*: 9. Outer surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus and stomatal plug; 11. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 12. the inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells



图版 V 1~7. 镰叶罗汉松: 1. 远轴面角质层内表面, 示表皮细胞和气孔器; 2. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 3 个副卫细胞; 3. 远轴面角质层内表面, 示气孔器具 4 个副卫细胞; 4. 远轴面角质层内表面, 示气孔器及保卫细胞极延伸; 5. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞和气孔器; 6. 近轴面角质层内表面, 示表皮细胞; 7. 近轴面角质层内表面, 示气孔器 8~12. 洛杉矶罗汉松: 8. 远轴面外表面, 示气孔器和表皮细胞; 9. 远轴面, 示气孔器开口; 10. 远轴面角质层内表面, 示气孔器和表皮细胞; 11. 远轴面角质层内表面, 示表皮细胞和 2 列气孔器; 12. 远轴面角质层内表面, 示气孔器、副卫细胞平周壁上的凹槽及极延伸

Plate V 1~7. *P. falcatus*: 1. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 2. Inner surface of the adaxial epidermis showing the stomatal apparatus with three subsidiary cells; 3. Inner surface of the adaxial epidermis showing the stomatal apparatus with four subsidiary cells; 4. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus and prominent polar extension; 5. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 6. Inner surface of the adaxial epidermis showing the epidermal cells; 7. Inner surface of the adaxial epidermis showing the stomatal apparatus 8~12. *P. gracilior*: 8. Outer surface of the abaxial epidermis, showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 9. Outer surface of the abaxial epidermis showing the stoma; 10. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and stomatal apparatus; 11. Inner surface of the abaxial epidermis showing the epidermal cells and two rows of stomatal apparatus; 12. Inner surface of the abaxial epidermis showing the stomatal apparatus a pronounced groove and prominent polar extension